云 南 植 物 研 究 1997; 19(3): 275～279
Acta Botanica Yunnanica

群心菜花蜜腺的发育解剖学研究*

邓彦斌 王 虹 姜彦成
(新疆大学生物系，乌鲁木齐 830046)

摘要 群心菜(*Cardaria draba* (L.) Desv.)花蜜腺 6 枚，包括 4 枚侧蜜腺和 2 枚中蜜腺，属十字花科侧中蜜腺类型中的侧分离中间亚型。侧中蜜腺结构相同，都由分泌表皮、产蜜组织组成。分泌表皮顶部分布有变态气孔器，产蜜组织中无维管束分布，属较原始的十字花科花蜜腺亚型类型。在花的各部分基本分化完成后，由花托表层细胞恢复分裂能力形成蜜腺原基。蜜腺原基经分裂、分化和形态建成，发育形成成熟蜜腺，侧中蜜腺发生发育同步。在蜜腺发育过程中，产蜜组织中液泡和淀粉粒发生有规律的变化。其原蜜汁在产蜜组织中加工合成后，通过变态气孔泌出。
关键词 群心菜，花蜜腺，解剖学

DEVELOPMENTAL AND ANATOMIC STUDIES ON THE FLORAL NECTARIES IN CARDARIA DRABA

Deng Yanbin, Wang Hong, Jiang Yancheng
(*Department of Biology, Xingjiang University,* Urumqi 830046)

Abstract Anatomic studies and cytological observation of the floral nectary in *Cardaria draba* (L.) Desv. are conducted with light and scanning electron microscopy. The *Cardaria draba* flower has six floral nectaries which include four lateral and two median nectaries. Their floral nectaries belong to the spearate lateral and between median subtypes of the lateral nectary types. The structure of lateral and median nectaries is exhibiting similar structural features. They are composed of epidermis and nectariferous tissure. The modified stomata is present in the epidermal layer, and there is no vascular bundle in the nectariferous tissue, belonging to the primitive subtypes of floral nectaries in Cruciferae. After various floral organs develop, the superfical layer cells of the receptacle between stamens become matic activity and form the primordium nectaries, which undergo the division and differentiation as well as formation of morphology. As a result, the nectaries has developed to mature ones. The initaition and development of lateral and median nectaries form synchronism. During the development of nectary, both the vacules and the starch grains change regularly. After pre-nectar has been processed and composed in the nectariferous tissue, it is excreted from the modified stoma.
Key words *Cardaria draba,* Floral nectary, Anatomy

群心菜(*Cardaria draba* (L.)Desv.)为十字花科(Cruciferae)群心菜属(*Cardarria* Dese.)的一种药用植物

*国家自然科学基金资助项目(39560006)
1996-12-04 收稿

(周太炎等，1987)，同时也是一种重要的辅助蜜源植物。其花期为5～6月，泌蜜量和花粉都较丰富，花粉对蜂群的繁殖有重要的生物学意义。此外，群心菜花蜜腺为十字花科植物花蜜腺侧蜜腺类型中的侧分离中间亚型（邓彦斌等，1995)。关于此种类型花蜜腺的发生发育研究，至今尚未见报道。本文以此种蜜源植物为材料，从形态和发育解剖学两方面对其花蜜腺进行了系统的研究，旨在为花蜜腺的发生发育规律提供基础理论材料，并为掌握其泌蜜规律，为开发利用此蜜源植物提供科学依据。

1 材料和方法

研究材料采自新疆大学校园内，采集时间从5月初至6月底花败为止。在此期间根据花的发育过程连续采样，以FAA固定（50%酒精配制)，酒精系列脱水，石蜡包埋，切片厚度6～8 μm，铁矾-苏木精-固绿染色。PAS反应观察多糖动态（李正理，1987)。部分新鲜材料在Hatachts-S700扫描电镜下观察并照相。

2 观察结果

群心菜的总状花序伞房状，成圆锥花序，花瓣白色，花两性，在其雄蕊间的花托上着生6枚棱形的花蜜腺，新鲜时呈黄色。

2.1 群心菜花蜜腺的形态结构

扫描电镜观察，群心菜花蜜腺6枚。4枚侧蜜腺，2枚中蜜腺。分泌表皮细胞都呈颗粒状突起，气孔器沿蜜腺的顶端和边沿分布。其中，4枚侧蜜腺呈不规则的棱状突起，分别着生在2枚短雄蕊的两内侧，基部不连合；2枚中蜜腺呈三棱柱形，分别着生在两对长雄蕊之间（图版Ⅰ：1)。蜜腺的横切面上，也可清楚地观察到蜜腺和雄蕊之间的关系（图版Ⅰ：2)。从盛花期蜜腺的纵切面观察，蜜腺组织最厚处有8～10层细胞，最高处有10～12层细胞。蜜腺由分泌表皮、产蜜组织组成。中间无维管束分布。分泌表皮由一层不规则的长方形细胞组成，外壁具角质层，细胞明显液泡化。气孔器分布于分泌表皮顶端，由两个颜色较深的保卫细胞组成。气孔器呈张开状态，其下的孔下室较发达，产蜜组织细胞呈近方形，细胞排列紧密，细胞壁薄，细胞核大，核仁较明显。液泡小而分散，原生质浓厚（图版Ⅰ：3)。

2.2 群心菜花原基的发生和分化

最初的小花原基为一团相同的分生组织细胞，此细胞特征为细胞核较大，液泡小呈分散状态，细胞原生质浓厚，细胞排列紧密。从花序的不同步发育观察到，最初突起的是萼片原基（图版Ⅰ：4)。当萼片原基伸长至相互包裹住小花原基时，做该时期小花原基的纵切片，可观察到萼片原基内侧又发生雄蕊原基突起，中央顶端隆起形成雌蕊原基。此时萼片原基已分化，组成雄蕊和雌蕊原基的细胞质很浓厚，细胞核较大，仍处于分生组织状态（图版Ⅰ：5)。在花芽进一步分化过程中，雄蕊原基形成弯曲状态，外侧的细胞都呈薄壁组织状态，内侧的3～4层细胞仍呈分生组织状态，将来形成花药原基。当花药原基最初的花粉囊形成孢原细胞阶段时，萼片内侧又出现了花瓣原基突起（图版Ⅰ:6)。此后，花瓣原基进一步伸长，雄蕊原基已分化出明显的花丝和花药两部分（图版Ⅰ:17)。在上述花的各原基分化过程中，花芽内部，雄蕊基部的两侧未观察到密腺原始细胞。

2.3 群心菜花蜜腺的发生发育过程及其多糖物质的变化

（1）孕蕾期　花蕾早期，花药中初生壁细胞和造孢细胞形成。在花芽的纵切面上，雄蕊基部两侧和两雄蕊之间的花托表面的2～3层细胞与周围花托的薄壁组织细胞形成明显区别，表现为细胞核增大，液泡化程度减少，细胞质变浓，以上部位的细胞即为中、侧蜜腺原基。二者发生是同步的（图版Ⅰ：8)。

（2）花蕾膨大期　侧、中蜜腺原基继续进行平周和垂周分裂。当花药中出现花粉粒时，蜜腺已形成小

丘状突起。此时，侧、中蜜腺仍为同步发育（图版Ⅱ：9）。高倍镜下可观察到，分泌表皮和产蜜组织已形成了明显分化。表皮细胞呈切向引长，并出现小液泡，其顶端有一个较大的横卧气孔母细胞，此细胞细胞核大，核仁明显，细胞原生质浓厚。分泌表皮下方的细胞则分化成产蜜组织，这些细胞近于等径，细胞核大，核仁明显，原生质浓厚，仅有少量小液泡分布，未发现多糖物质。此时，位于蜜腺基部的细胞较小，呈多角形，它们仍具分生能力（图版Ⅱ：10）。上述阶段，PAS 反应证明，在花萼周围有大的淀粉颗粒积累，但在蜜腺组织中未出现淀粉粒（图版Ⅱ：11）。在花的进一步发育过程中，丘状突起的蜜腺进一步长大，分泌表皮上的气孔母细胞原生质更加浓厚（图版Ⅱ：12）。当雄蕊花丝和花药发育成熟时，由于产蜜组织基部细胞的继续分裂，蜜腺组织继续增大。分泌表皮进一步引长，细胞液泡化变强，其上气孔母细胞纵裂为二。产蜜组织细胞也进一步增大，细胞原生质仍较浓厚（图版Ⅱ：13）。PAS 反应证明，花萼中的淀粉颗粒变小，蜜腺中 PAS 反应呈强阳性，在孔下室和气孔母细胞中较明显（图版Ⅱ: 14）。

（3）花初放期　蜜腺已发育成熟，并在此阶段开始分泌蜜汁。分泌表皮细胞腔已被大液泡占满，产蜜组织中的原生质内出现少量液泡（图版Ⅱ：15）。PAS 反应证明，蜜腺中的多糖物质相对减少，仅在气孔器附近有明显的淀粉颗粒（图版Ⅱ：16）。

（4）盛花期　此阶段是蜜腺泌蜜最旺盛的时期。分泌表皮上的气孔器保卫细胞的原生质仍较浓厚，气孔器呈张开状态，产蜜组织细胞中的原生质已浓缩成团块，与细胞壁呈现质壁分离的现象，细胞核和核仁仍较明显（图版Ⅰ：3）。此时，多糖物质也进一步减少。

（5）花败期　此阶段蜜腺逐渐停止泌蜜，蜜腺分泌表皮上气孔母细胞中细胞液泡化，产蜜组织中的细胞开始收缩，原生质变稀，细胞呈游离状态，花托和蜜腺中的多糖也消失殆尽（图版Ⅱ：17）。

3　讨论

3.1　群心菜花蜜腺的分布和形态结构

Fahn(1979)将花蜜腺按其形态和着生位置区分为 9 类。群心菜的花蜜腺分别位于长雄蕊和短雄蕊之间，着生在花托上，属于花托蜜腺。此外，根据邓彦斌等（1995）对十字花科植物花蜜腺类型的划分，群心菜花蜜腺则属侧、中蜜腺类型中的侧分离中间亚型。由此可见，花托蜜腺类型也表现出一定的多样性。

3.2　群心菜花蜜腺的发生

Annigery 等(1983)指出，蜜腺是一种外部分泌结构，它是由植物器官表面的一些细胞演变而成的一种特殊腺体。而紫葳科吊灯属的 *Kigelia pinnata* 花外蜜腺是单个原始细胞起源（Bagavathi *et al,* 1985）。鉴于对蜜腺起源问题的不同看法，我们从小花原基开始，全面研究了群心菜花各原基的发生顺序。它们分别为：小花原基→萼片原基→雄蕊原基→雌蕊原基→花瓣原基→蜜腺原基。在群心菜花芽分化早期，花萼、雄蕊和雌蕊原基相继产生，此时花托上并无蜜腺原基突起。在切片上也未见特殊的蜜腺原始细胞。花蜜腺是在初放时才行使其泌蜜功能。因此，在花发育早期仅有花中最重要的各部分发育，这是生物有机体长期演化形成的。在雄蕊原基出现了壁细胞和造孢细胞之后，在花瓣内侧，雄蕊基部的花托表面的细胞恢复分裂能力，形成了蜜腺原基。因此，群心菜花蜜腺的发生属无原始细胞类型。虽然蜜腺发生位置接近雄蕊，但发生却大大晚于雄蕊。侧、中蜜腺的发生发育为同步。蜜腺原基出现后，在花的各个侧生器官中，它是分裂分化最迅速的。在花初放期时，蜜腺就完全发育成熟，并行使泌蜜功能。因此，蜜腺是一种具有较高效率的物质运输、加工和分泌的结构。

3.3　群心菜花蜜腺发育过程中蜜腺结构的变化与泌蜜机理

对于无维管束的蜜腺类型，蜜汁来自何处的问题，一直尚未做出明确定论(Fahn, 1979)。群心菜花蜜腺发育早期，在花托和花萼中有许多颗粒较大的淀粉粒。此时，蜜腺中无多糖物质的积累。在蜜腺的进一

步发育过程中，蜜腺中出现多糖物质，此时花萼和花托中的淀粉颗粒变小且数量减少。在花托，萼片到蜜腺存在着多糖物质由多到少的梯度。在蜜腺开始泌蜜时，蜜腺中的多糖物质呈溶解状态，仅在变态气孔器处有淀粉颗粒。由此推测，群心菜花蜜腺中原蜜汁的主要来源为早期花托和花萼中贮存的淀粉颗粒。它们降解后逐步运送进入蜜腺中，最后积累在孔下室，并从变态气孔器中泌出。此外，密腺发育过程中，液泡也发生有规律的变化，此种变化与油菜等植物花密腺中发育过程相同（邓彦斌等，1995）。

3.4 群心菜花蜜腺类型的进化位置探讨

群心菜和油菜花蜜腺都属十字花科侧、中蜜腺类型，仅是亚型不同。油菜属于侧、中不同中外亚型蜜腺，侧蜜腺和中蜜腺的形状、大小、维管束分布不同，泌蜜量也不同，其泌蜜量的差异主要是侧蜜腺的维管束数量分布大于中蜜腺（邓彦斌等，1995)。而群心菜花蜜腺为侧分离中间亚型，侧蜜腺与中蜜腺仅是数量、形状不同。但泌蜜量相同，其根本原因在于群心菜花蜜腺中无维管束的分布。因此，其蜜腺特化程度较低。在发生发育上，这两个亚型极为相同。侧、中蜜腺同步发育，而且都为淀粉型蜜腺类型。从而可以说明侧、中蜜腺类型是一大自然类群。从侧、中蜜腺类型向侧蜜腺类型演化这一方面考虑，群心菜花蜜腺的侧分离中间亚型则为较原始的一种亚型。

参 考 文 献

邓彦斌，胡正海，1995. 十字花科植物花蜜腺的比较形态学研究. 植物分类学报，**33**(3): 209～220

邓彦斌、胡正海，1995. 油菜花蜜腺发育过程及组织化学变化. 西北植物学报, **15**(6): 14～18

李正理，1987. 植物制片技术. 2. 北京: 科学出版社, 83～84

周太炎，郭荣麟，蓝永珍等, 1987. 中国植物志第33卷，北京：科学出版社.

Annigeri B G, Rudramuniyappa C K 1983. Distribution celluar localization of some histochemical substances in the cyathial nectary of Euphorbia. *Beitr Biol Pflanzen*, **58**(3): 393～402

Bagavafhi S R, Inamdar J A, 1985. Occurence, structure, ontogeny and biology of nectaries in *Kigelis pinnata* DC. *Bot Mag Tokyo*, **85:** 237～349

Fann A, 1979. Secretory tissue in plants. London, New York and San Franciso: Academic press, 51～113

图版说明

Cc. 萼片原基 E. 分泌表皮 Ip. 花序原基 LN. 侧蜜腺 LNP. 侧蜜腺原基 IS. 长雄蕊 MN. 中蜜腺 MNP. 中蜜腺原基 MSt. 气孔母细胞 O. 子房 N. 蜜腺 Ne. 产蜜组织 P. 雄蕊 Pi. 雌蕊原基 Po. 雄蕊原基 Pl. 小花原基 Sh. 萼片 SS. 短雄蕊 SG. 淀粉粒

图版Ⅰ： 1. 切除花及雄蕊的群心菜扫描电镜照片，示蜜腺形状和位置。×100 2. 群心菜花基部横切，示蜜腺数量及位置。×120 3. 成熟侧蜜腺纵切，示蜜腺细胞和分泌表皮气孔器。×480 4～7. 花芽分化早期各阶段芽的纵切面。4. 花序原基纵切面，示萼片原基突起。×80 5. 小花原基纵切面，示雄蕊和雌蕊原基突起。×500 6. 示花瓣原基突起。×400 7. 示雄蕊原基已分化出花丝、花药。×400 8. 孕蕾期，示蜜腺原基细胞。×400

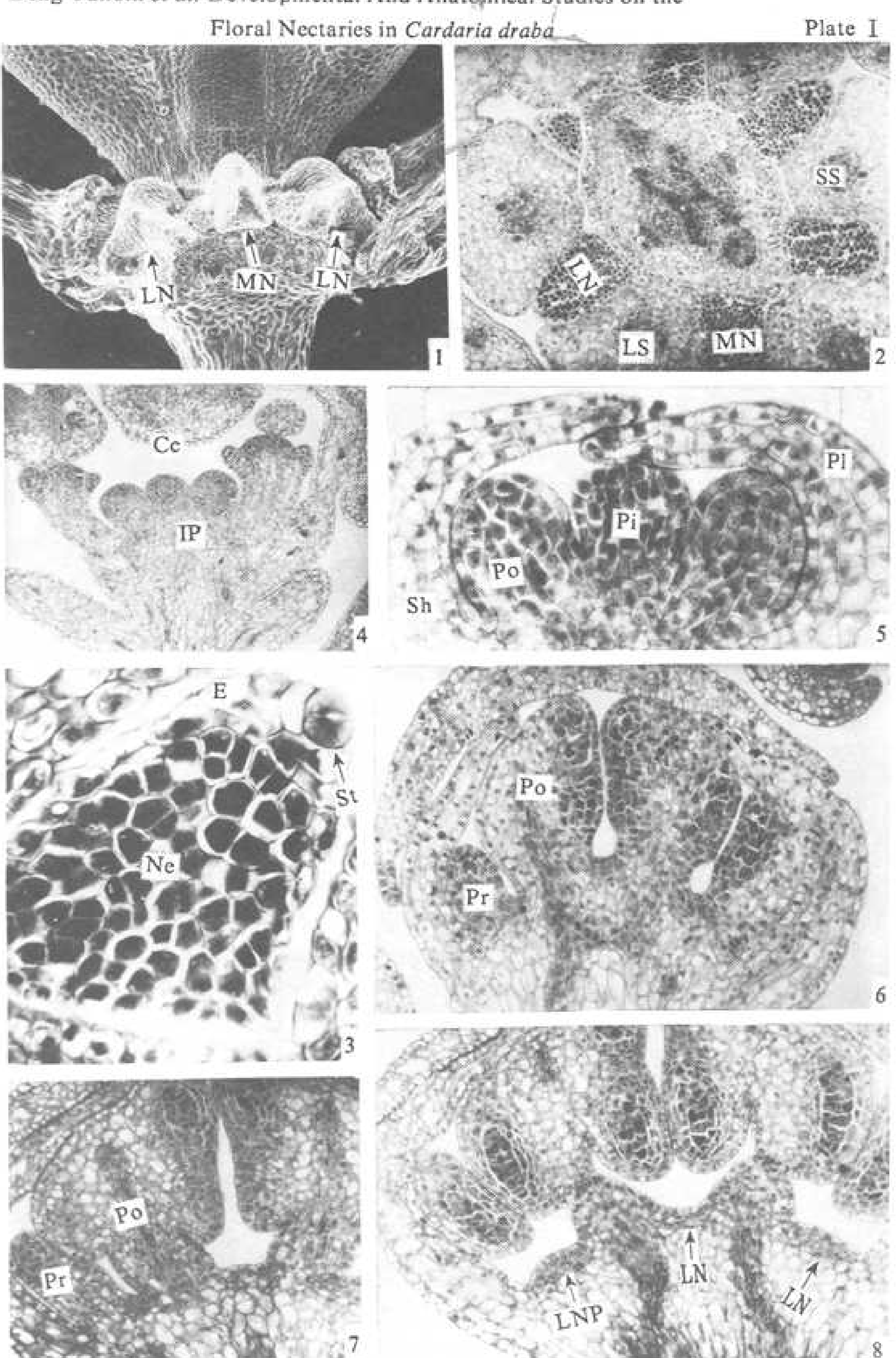
图版Ⅱ： 9～17. 群心菜花蜜腺发育各阶段纵切面。9～14. 花蕾膨大期。9. 示侧、中蜜腺同步发育。×200 10. 示蜜腺分化和气孔器母细胞。×500 11. 示花托中淀粉粒分布。×400 12. 示蜜腺突起。×500 13. 示气孔母细胞纵裂为二。×500 14. 示蜜腺中PAS反应物质。×400 15～16. 示蜜腺中PAS反应物质减少。×350 17. 花败期，示分泌表皮细胞液泡化，产蜜组织细胞收缩。×120

Explanation of Plates

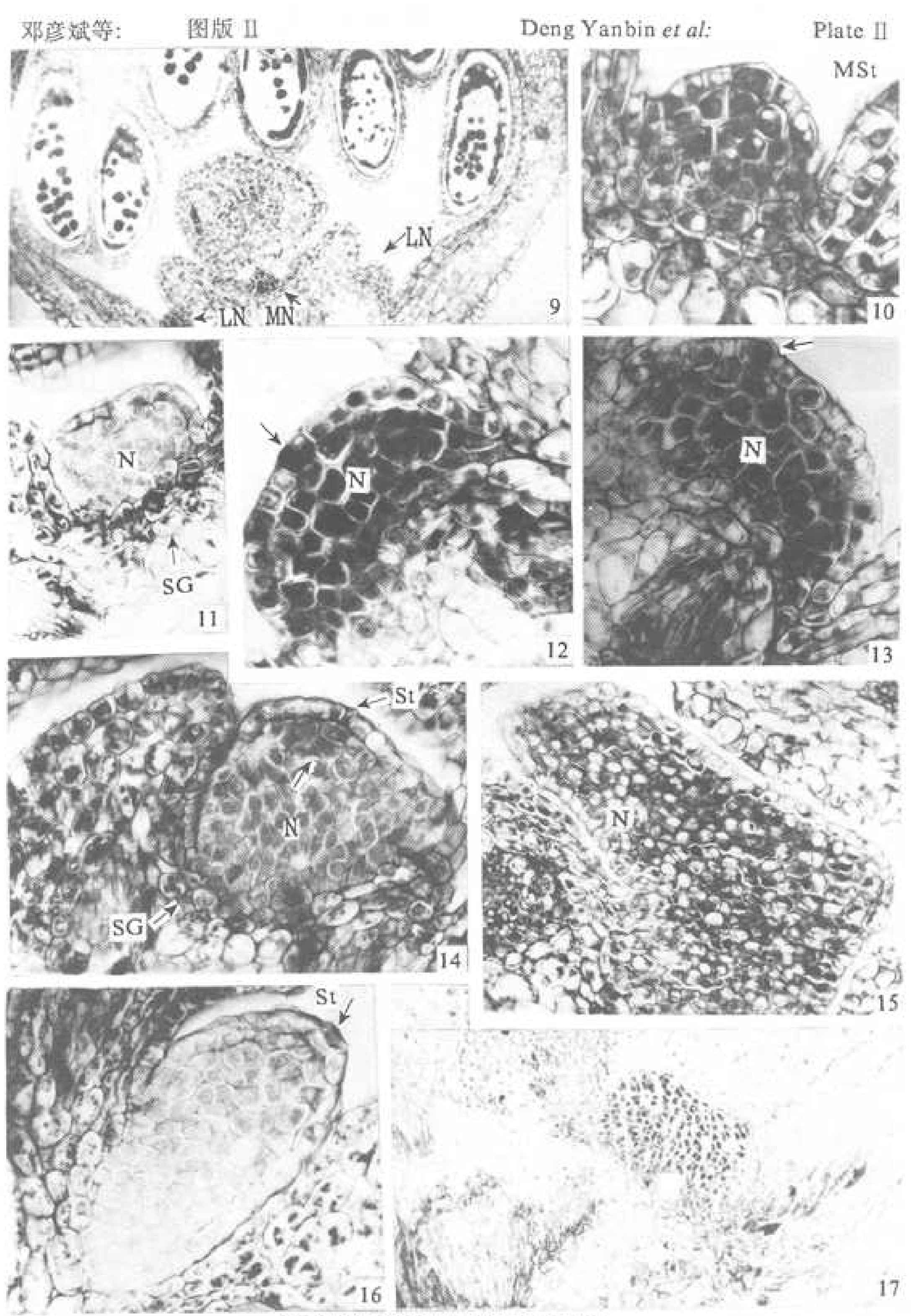
Cc. Sepal primordium, E. Epidermis, IP. Inflorescence primordium, LN. Lateral nectary, LNP. Primoraium of lateral nectary, LS. long stamen, MN, Median nectary, MNP. Primordium of median nectary, MSt. Mother cell of Stomata, O.Ovary, N.Nectary, Ne. Nectariferous tissue, P. Stamen, Pi. Gynoecium primordium, Pl. Floret primordium Po. Androecium primordium, Sh. Sepal, SS. Short stamen, SG. Starch grain.

Plate Ⅰ 1. Scanning electron microscopic (SEM) photograph of a flower devoid of petals and stamens, showing the shape and the position of the nectaries. × 100; 2. Cross section at the base of a flower, showing the number and the position of the nectaries. × 120; 3. Longitudinal section of the mature nectary, showing the cells of the nectary and the stoma on the epidermis. × 480. 4～7. Longitudinal sector of different stages of floral bud. 4. The longitudinal of the inflorescence primordim, showing the proturding of sepal primordium. × 80; 5. Longitudinal section of the floret primordium, showing the protruding of the primordia of androecium and gynoecium, × 500; 6. Showing the protruding of the petal primordium. × 400; 7. Showing the androecium primordia has differentiated filament and anther. × 400; 8. The first stage of preanthesis, showing the cells of primordium nectary. × 400

Plate Ⅱ 9～17. Longitudinal section of different stages of nectary development in *Cardaria draba;* 9～14. The second stage of preahthesis; 9. Showing the development of lateral and median nectaries formed synchronism. × 200; 10. Showing the differention of the nectary and the mother cell of stoma × 500; 11. Showing the distribution of the starch grains in receptacle. × 400; 12. Showing the protruding of the nectary. × 500; 13. Showing the longitudinal division of mother cell of the stoma. × 500; 14. Showing the material of PAS in nectary. × 400; 15-16. Primary opening stage of the flower, showing nectary tissue. × 240; 16. Showing the reduced material of PAS in nectary. × 350; 17. Abscission stage of flower, showing the vacuolated epidermal cells and shrunk nectariferous. × 120



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text